

APRENDIZAJE DIETARIO EN RUMIANTES DOMÉSTICOS. IMPLICANCIAS PARA LA PRODUCCIÓN ANIMAL. Revisión Bibliográfica

Dietary learning in domestic ruminants. Implications for animal production A Review

Distel¹, R.A., Catanese¹, F. y Villalba², J.J.

Departamento de Agronomía y Centro de Recursos Naturales Renovables de la Zona Semiárida (CERZOS), Universidad Nacional del Sur – CONICET, Bahía Blanca, Argentina
Department of Wildland Resources, Utah State University, Logan, USA

1. Teoría
2. Evidencia
3. Implicancias prácticas
4. Conclusiones
5. Bibliografía

Resumen

La producción animal clásica considera a los animales simplemente como un factor de producción más, sin tener en cuenta la capacidad de aprendizaje de los mismos. En el presente trabajo revisamos la teoría y la evidencia del aprendizaje dietario en rumiantes domésticos, y deducimos implicancias prácticas para la producción animal. Durante la gestación y la lactancia los animales experimentan (a través de la placenta y de la leche) los sabores de los alimentos consumidos por sus madres, desarrollando preferencias por los mismos. Luego aprenden observando modelos sociales, principalmente a la madre, y por experiencia propia. Los animales son capaces de asociar las características sensoriales de los alimentos (olor, sabor, aspecto visual) con las consecuencias de su ingestión, y desarrollar preferencias o aversiones en función de la utilidad (aporte de nutrientes requeridos) o del peligro (aporte de toxinas) que los mismos representan. Pero las preferencias y aversiones por los alimentos no son únicas, sino relativas al estado de homeostasis interna del animal (déficit o exceso de nutrientes, exceso de toxinas) y a las alternativas alimentarias disponibles, lo cual explica la dinámica de la selección de la dieta y el requerimiento de diversidad para satisfacer necesidades nutricionales. Numerosas predicciones de la teoría del aprendizaje dietario han sido corroboradas mediante observación y experimentación, y constituyen motivo de análisis y discusión en el presente trabajo. Finalmente, del marco conceptual desarrollado se deducen implicancias prácticas que podrían contribuir a mejorar la producción y el bienestar animal.

Palabras clave. selección de dieta, aprendizaje dietario, rumiantes, comportamiento ingestivo.

Summary

Traditional animal production systems consider animals just as simple production factor, without considering their learning abilities. In the present work we review the theory and evidence of dietary learning in domestic ruminants, and deduce practical implications for animal production. During gestation and lactation animals experience (through placenta or milk) the flavors of foods consumed by their mothers, and develop preference for them. Later in life they learn by observing social models –particularly mother- and by individual experience. Animals are able to associate the sensory properties of food (odor, taste, visual aspect) with post-ingestive consequences, and to develop preference or aversion as a function of their utility or danger. However, preferences and aversions for foods are not unique but relative to animal's internal homeostasis status (deficit or excess of nutrients, excess of toxins) and to food alternatives available for ingestion, which explain the dynamic of diet selection and the requirement of diversity to satisfy nutritional needs. Numerous predictions from dietary learning theory have been supported by observations and experimentation, and are motive of analysis and discussion in present work. Finally, from the developed conceptual framework we deduced practical implications which would contribute to improve animal welfare and productivity.

Key words. diet selection, dietary learning, ruminants, ingestive behavior.

Recibido: julio de 2015

Aceptado: agosto de 2016

1. R.A.D., Ing. Agr. PhD, Prof. Titular UNSur e Inv. Independiente CONICET, cedistel@criba.edu.ar

1. F.C., Ing. Agr. PhD, Ayudante UNSur e Inv. Asistente CONICET, catanese@criba.edu.ar

2. J.J.V., Lic. Bioquím. PhD, Associated Prof., Utah State University (USA), juan.villalba@usu.edu

1. Teoría

El modelo de aprendizaje dietario ha sido propuesto para explicar en forma causal la selección y el consumo de alimentos de los animales en general (4, 65, 68, 9, 71), y de los rumiantes en particular (54, 55, 56, 57, 30, 31, 85). Este modelo tuvo su origen en el campo de estudio de la psicología, y luego comenzó a recibir aportes de disciplinas relacionadas. Se caracteriza por presentar un alto poder explicativo-predictivo de la selección de la dieta a escala de grano fino (especies vegetales, partes de planta). El supuesto fundamental es que el comportamiento está gobernado por sus consecuencias (70). El modelo asume que los animales aprenden a asociar las características sensoriales (olor, sabor, aspecto) de los alimentos con las consecuencias de su ingestión en términos de utilidad homeostática (aporte de nutrientes requeridos, mantenimiento de un nivel bajo de toxinas); en función de ello calibran las preferencias/aversiones por las alternativas alimentarias disponibles, y realizan la selección de la dieta. Los mecanismos subyacentes están representados por la integración de señales nerviosas sensoriales y viscerales en el sistema nervioso central, y su almacenaje en la memoria del animal. Alcanzado el aprendizaje, la sola activación de las señales sensoriales permite al animal discriminar entre alimentos en base a consecuencias post-ingesta pasadas, y consecuentemente decidir el nivel de consumo presente de cada uno. Recientemente se ha argumentado que las características sensoriales de los alimentos, además de servirles a los animales para discriminarlos según las consecuencias post-ingesta, influenciarían el consumo en función del valor hedónico y también servirían para anticipar consecuencias post-ingesta (Ej. sabor amargo asociado frecuentemente a toxinas) (28).

Del modelo de aprendizaje se deduce que las preferencias alimentarias (consumo proporcional de un alimento cuando es ofrecido junto a otras alternativas) no tienen un valor único, sino que se espera varíen en función del estado de homeostasis interna del animal. Así, en la medida que el progreso del consumo de un alimento de alta preferencia inicial provocase estados internos de excesos de nutrientes o toxinas, déficits de nutrientes o desbalance de nutrientes, generaría una aversión transitoria, y la consecuente reducción en el consumo y preferencia por el mismo mientras persistan estados internos desequilibrados (58). El desarrollo de aversiones transitorias ocurriría aun en el caso de alimentos de alta palatabilidad (alto valor hedónico, alta concentración de nutrientes y baja concentración de toxinas), dado que la exposición continuada a un mismo sabor provoca saciedad (65, 74). La habituación hedónica sería una respuesta innata de valor adaptativo, ya que es muy poco probable que un solo alimento aporte todos los nutrientes requeridos y/o en el balance apropiado (86).

El aprendizaje dietario es más eficiente y persistente cuando ocurre a edades tempranas (45, 56, 57, 58, 60). Los procesos neurológicos, fisiológicos y morfológicos son más fáciles de modificar en el animal joven, y se alterarían de forma permanente

incrementando la adaptación del animal al ambiente de crianza (7, 41, 38). En rumiantes el periodo crítico de aprendizaje dietario comprendería la transición de monogástrico a rumiante (44, 37, 72), cuando el animal comienza a experimentar alimentos sólidos.

Además del aprendizaje por experiencia propia, los rumiantes aprenden sobre alimentos indirectamente a través de experiencias *in útero* y durante la lactancia, y por observación de conespecíficos (5). El desarrollo de preferencias alimentarias comienza al estado fetal y de lactancia, cuando el animal experimenta (a través de la placenta o de la leche) los sabores de los alimentos consumidos por su madre (34). Comenzada la etapa de ingestión de alimentos sólido el animal aprende por experiencia propia, pero también aprende a discriminar entre alimentos más o menos beneficiosos para su nutrición y salud mediante la observación, representando su propia madre el mejor modelo social (36).

Finalmente, y no por ello menos importante, los rumiantes también son capaces de aprender aspectos de los alimentos que van más allá de sus cualidades nutricionales. Por ejemplo, los rumiantes aprenden la localización (24) y disponibilidad (20) de las especies preferidas a escala de potrero, y en función de ello tomarían decisiones sobre las especies a incorporar a la dieta y el tiempo de residencia en cada estación de pastoreo (73). A medida que la disponibilidad de las especies más preferidas disminuye o que la distancia a las mismas aumenta, se observa que el ganado ovino y bovino incrementa el consumo de especies menos preferidas de manera estratégica (51, 25).

2. Evidencia

2.1 Experiencia Individual - Nutrientes

Una clase de evidencia fuerte a favor del modelo de aprendizaje dietario es el incremento consistente de la preferencia por alimentos poco nutritivos cuando el consumo de los mismos es contiguo con la provisión intraruminal de nutrientes (i.e., condicionamiento de preferencia); por Ej., energía (8, 64, 75, 76) o proteína (77). El condicionamiento de preferencia por un alimento de bajo valor nutritivo (paja de avena) también ocurre cuando su consumo está inmediatamente seguido del ofrecimiento de una cantidad limitada (ver 11, 12) de alimento concentrado (pellets de soja o grano de maíz) (32, 33). Se conoce que los animales pueden asociar un alimento con las consecuencias post-ingesta de otro consumido en contigüidad temporal (89). En (32) quedó demostrado que el aumento del consumo de la paja de avena se debió a una conducta aprendida, más que a una mejora en parámetros ruminales que pudieran haber favorecido la digestión de la misma.

2.2 Experiencia Individual - Toxinas

Otra clase de evidencia que respalda la teoría de aprendizaje dietario es el desarrollo de aversiones por alimentos nutritivos cuando su ingestión está asociada a la infusión ruminal de Cloruro de Litio (26); compuesto tóxico que estimula el centro del vómito,

generando una consecuencia post-ingesta negativa y el consiguiente rechazo del alimento (i.e., condicionamiento de aversión). Sin embargo, alimentos que causan aversión debido al contenido de toxinas (taninos, terpenos) son más consumidos por los animales cuando los experimentan inicialmente estando sometidos a un plano nutricional alto que en condiciones de plano nutricional bajo (3, 27). La interpretación derivada del modelo de aprendizaje es que una alta disponibilidad de nutrientes favorece la desintoxicación y, como consecuencia, mejora las consecuencias post-ingesta.

2.3 Experiencia Individual - Desbalance de Nutrientes

Un buen ejemplo del desarrollo de preferencias parciales (en ocasiones el alimento es preferido y en otras rechazado) asociado a un desbalance de nutrientes es el patrón de selección observado en ovinos y bovinos cuando pastorean raigrás y trébol blanco (66). Los animales comienzan el pastoreo diario seleccionando trébol, que tiene una mayor concentración de nutrientes y una mayor tasa de digestión que el raigrás. Pero la alta tasa de digestión del trébol provoca incrementos marcados en la concentración de ácidos orgánicos y amoníaco. Dicha consecuencia post-ingesta generaría una aversión moderada con el progreso del pastoreo, lo cual explicaría la selección de raigrás durante el pastoreo vespertino. El raigrás tiene una tasa de digestión más lenta que el trébol, lo cual remediaría los excesos de ácidos orgánicos y amoníaco. En concordancia con el modelo de aprendizaje, la aversión desarrollada por el trébol es transitoria. En la medida que el animal recupera la homeostasis interna durante la tarde y noche, a la mañana del día siguiente vuelve a mostrar una alta preferencia por el trébol. Similarmente, ovejas que podían elegir libremente entre forraje fresco de raigrás y forraje fresco de cebada mostraron preferencia parcial (82%) por raigrás, aún cuando el consumo de materia seca digestible y la retención de Nitrógeno fue similar al de ovejas alimentadas con raigrás únicamente (10). El hecho que las ovejas consumieron casi exclusivamente raigrás en horas de la mañana, e incrementaron el consumo de cebada en horas de la tarde, sugiere el desarrollo de una aversión transitoria por raigrás con el progreso del consumo a lo largo del día.

2.4 Experiencias Sensoriales y Diversidad Dietaria

La exposición continuada a un mismo sabor acelera la saciedad y disminuye el consumo. Vaquillonas preñadas prefirieron paja de trigo tratada con amoníaco de sabor diferente al que habían consumido en forma inmediata anterior (1). Corderos alimentados con una ración (75% alfalfa + 25% grano cebada) de un solo sabor consumieron una menor cantidad diaria de la misma, en comparación con corderos que tuvieron disponible en forma simultánea la misma ración pero con diferentes sabores (83). Similarmente, corderos alimentados con heno de pastura mostraron un mayor

consumo diario cuando el heno se ofreció en varios sabores, en comparación cuando se ofreció en su sabor natural únicamente (23).

Una dieta variada integrada por alimentos con distinta concentración de nutrientes y toxinas permite satisfacer mejor los requerimientos nutricionales y evitar intoxicaciones y/o trastornos metabólicos (Ej., exceso de ácidos orgánicos o de amoníaco en el rumen) (22). La posibilidad de seleccionar entre alimentos alternativos permitiría además satisfacer mejor los requerimientos nutricionales individuales. Vaquillonas en terminación a corral que pudieron elegir libremente entre grano de cebada y silaje de cebada consumieron menos grano y más silaje que vaquillonas alimentadas con los mismos ingredientes pero en forma de ración totalmente mezclada; la eficiencia de conversión del alimento consumido fue mayor en el caso de las vaquillonas con posibilidad de elegir (90). En un estudio con terneros alimentados con una mezcla de ingredientes o con cada ingrediente por separado se observó la misma relación proteína: energía promedio (43 g PC / Mcal EM) de la dieta, pero los terneros alimentados con los ingredientes por separado variaron (entre 40 y 47 g PC / Mcal EM) en la relación proteína: energía preferida, reflejando la expresión de los requerimientos energético-proteicos propios de cada individuo (2). Si bien la ganancia diaria de peso fue similar en ambos grupos, el consumo de energía y proteína fue menor cuando los terneros pudieron elegir libremente entre los ingredientes; como consecuencia, el costo del alimento por kg de peso ganado fue menor en este último caso. La libertad para elegir con qué alimentos integrar la dieta permite la manifestación de las individualidades y promueve el bienestar animal (43, 82). Corderos sometidos a monotonía dietaria mostraron aspectos de comportamiento (bajo nivel de actividad) y parámetros sanguíneos (Ej. elevado nivel de cortisol) indicativos de estrés, en comparación con corderos que pudieron elegir libremente la dieta de una diversidad de alimentos (14).

2.5 Experiencia Temprana

La experiencia temprana (a corta edad) del animal con diferentes tipos de alimentos genera un aprendizaje eficiente y persistente que le permite discriminarlos en función del beneficio homeostático, reduciendo además la neofobia (13) y el estrés (84). Un buen ejemplo de adaptación y aprendizaje a edades tempranas es la observación que terneras expuestas junto a sus madres a paja de trigo tratada con amoníaco, cuando alcanzaron la edad reproductiva mantuvieron mejor la condición corporal y la performance reproductiva en condiciones de alimentación con este tipo de alimento, en comparación con vacas control (88). Además, cuando un animal de corta edad es forzado a incorporar a la dieta alimentos de baja palatabilidad (baja concentración de nutrientes y/o alto contenido de toxinas), dicha experiencia puede resultar en alteraciones morfo-fisiológicas que contribuyen a una mejor adaptación a dicho tipo de alimentos. Cabras criadas consumiendo un arbusto

(*Coleogyne ramosissima*) con alto contenido de taninos condensados, posteriormente mostraron una mayor aceptación (consumo voluntario del alimento cuando es ofrecido como única alternativa) y preferencia por el mismo en comparación con cabras criadas consumiendo pasturas con alto contenido de nutrientes (18). En el mismo estudio se observó que las cabras criadas consumiendo el arbusto en cuestión habían desarrollado mayor capacidad para desnaturalizar los taninos (alteración fisiológica), lo cual contribuiría a explicar las respuestas de consumo observadas. Por otro lado, corderos criados consumiendo pastura diferida (pasto llorón, alto contenido de fibra y bajo de proteína), posteriormente mostraron una mayor aceptación y preferencia por un forraje de baja calidad (heno de sorgo forrajero maduro), en comparación con corderos criados consumiendo avena en estado vegetativo (19, 21). En el mismo estudio se observó una mayor capacidad de digestión de la fibra y de retención de Nitrógeno en los corderos criados consumiendo la pastura diferida. Estas últimas respuestas sugieren un mayor reciclado de urea al rumen en los animales que experimentaron forraje de baja calidad a corta edad.

2.6 Aprendizaje Social

El condicionamiento de aversión por alimentos nutritivos (mediante el suministro de algún compuesto tóxico, Cl Li por ejemplo) constituye un buen caso para ilustrar cómo el aprendizaje social puede cambiar la selección de la dieta de los animales. Ovejas y vacas con aversión condicionada por plantas nutritivas, pero potencialmente tóxicas, no las incluyen en la dieta cuando pastorean aislados de animales control (sin aversión condicionada por las plantas nutritivas pero potencialmente tóxicas) (63). En cambio, cuando los animales condicionados pastorean junto a animales control, al ver que estos consumen las plantas potencialmente tóxicas, comienzan a consumirlas en cantidades crecientes, causando la extinción de la aversión condicionada. Por otra parte, corderos mamones pueden aprender la aversión por determinadas especies observando el rechazo de sus madres por las mismas, producto de una aversión condicionada (48, 49, 50). En un trabajo reciente con cabritos quedó demostrado que el aprendizaje social predominó sobre la genética en el desarrollo de aversiones o preferencias por arbustos con alto contenido de taninos (35).

2.7 Automedicación

Los ruminantes desarrollan preferencias por especies/compuestos que remedian consecuencias post-ingesta negativas. Cuando las cabras ramonean arbustos con alto contenido de taninos desarrollan preferencias por suplementos con polietilenglicol, dado que las moléculas del mismo forman complejos estables con las moléculas de los taninos neutralizando sus efectos adversos (toxicidad, reducción del aprovechamiento de nutrientes) (59, 78, 79). Similarmente, las ovejas aprenden el beneficio de consumir bicarbonato de sodio cuando se las alimenta

con dietas de alto contenido de granos (52), desarrollan preferencia por suplementos con taninos cuando tienen una alta carga de parásitos gastrointestinales (40, 81), y discriminan entre suplementos minerales (ricos en sodio, calcio o fósforo) desarrollando preferencias en función del desbalance mineral de la dieta basal (la que cubre mayormente los requerimientos nutricionales diarios de los animales) que están recibiendo (80). Los animales también desarrollan preferencias por especies vegetales que alivian consecuencias post-ingesta negativas determinadas por el consumo de otras especies. Ovejas y vacas aprenden el beneficio de consumir leguminosas con taninos (Ej., lotus, esparceta) cuando incorporan a la dieta especies con alcaloides (Ej., festuca infectada por *Neothypodium coenophialum*), dado que la unión de las moléculas de ambos tipos de compuestos (taninos y alcaloides) atenúa el efecto tóxico de los alcaloides (42, 15). Los taninos también pueden reducir la severidad del empaste (47) y la excreción de urea por la orina (39), sugiriendo que los animales podrían desarrollar preferencia por suplementos o especies con taninos en condiciones de consumo de alimentos potencialmente timpanizantes o con altos niveles de proteína degradable en rumen. Se ha observado que las ovejas desarrollan cierto grado de preferencia por suplementos con taninos de quebracho cuando consumen dietas con alta concentración de proteínas degradable en rumen (17, 29), asociado a caídas en el nivel de amoniaco ruminal y de urea en sangre.

2.8 Naturaleza Contextual de la expresión de las preferencias dietarias

Finalmente, cabe aclarar que el modelo de aprendizaje dietario por sí solo no es suficiente para explicar el patrón complejo de toma de decisiones de un rumiante a pastoreo. La decisión de seleccionar una u otra especie no está determinada por la calidad nutricional solamente, sino también por la posibilidad de acceder a las mismas (función de la disponibilidad, distribución) a un costo que no exceda el beneficio. En un estudio reciente (16) quedó demostrado que la expresión del condicionamiento de preferencia por un alimento de baja calidad nutricional (paja de avena) depende de cuán accesible esté un alimento de mayor calidad nutricional (alfalfa). Cuando el alimento de alta calidad está totalmente accesible (disponible a voluntad) se observa lo esperado de acuerdo a teorías clásicas de selección de dieta centradas en el valor nutricional de un alimento: tanto los animales condicionados como los animales control muestran una baja preferencia por el alimento de baja calidad nutricional. Pero a medida que el alimento de alta calidad está menos accesible (Ej., los animales tienen que caminar más en procura del mismo), los animales condicionados muestran una mayor preferencia por el alimento de baja calidad nutricional en comparación con los animales control (i.e., el condicionamiento de preferencia por el alimento de baja calidad nutricional se expresa). En situación real de pastoreo se observó que el condicionamiento de preferencia por un arbusto (*Artemisia tridentata* -posee altos niveles de terpenos

con efectos tóxicos) no quedó expresado a bajas cargas, situación en la que la vegetación herbácea estaba disponible para consumir a voluntad, pero sí a altas cargas cuando la vegetación herbácea estaba menos accesible (69). Similarmente, la selección de una planta tóxica (*Centaurea maculosa* Lam.) fue similar entre ovejas con preferencia condicionada o no condicionada por la misma, en condiciones de pastoreo en las que estaban disponibles especies de mayor calidad nutricional (87).

3. Implicancias prácticas

Del marco conceptual descripto es posible deducir una serie de implicancias prácticas que podrían derivar en desarrollos técnicos efectivos para mejorar la producción animal (ver también 85). Somos conscientes que algunas de las técnicas pueden presentar complicaciones operativas, en cuyo caso la decisión de implementarlas debería tomarse en base a la relación costo-beneficio.

Una dieta variada, integrada por forrajes con distinta concentración de nutrientes y toxinas (compuestos químicos secundarios, presentes en mayor o menor medida en todas las plantas), permite satisfacer mejor los requerimientos nutricionales individuales y evitar intoxicaciones, trastornos metabólicos y/o estrés (61). El resultado esperado es una mejor performance animal, particularmente debido a una mayor eficiencia de conversión del alimento consumido. La situación ideal desde el punto de vista de la nutrición, salud y bienestar animal es alimentar a los animales con forrajes de perfiles nutricionales y toxicológicos complementarios (la complementariedad nutricional/toxicológica ocurre cuando el beneficio provisto por una diversidad de alimentos supera el beneficio promedio del consumo de cada alimento por separado). Vale recalcar que los compuestos químicos secundarios ingeridos en cantidades tolerables pueden beneficiar la salud de los rumiantes a través de efectos antiparasitarios (81) o antioxidantes (6). Además, compuestos químicos secundarios como los taninos condensados pueden mejorar la calidad de carne mediante modificaciones en los perfiles de ácidos grasos, el color y el sabor (46, 53).

En los sistemas ganaderos de nuestro país es común el uso de pasturas monofíticas (verdeos estacionales, gramíneas o leguminosas perennes) por periodos prolongados de tiempo. Esta situación genera un problema, por la baja probabilidad que una sola especie aporte todos los nutrientes y en la proporción requerida para el animal promedio, y mucho menos a nivel individual. El desafío está en lograr pasturas diversas perdurables, mediante la correcta elección de las especies y un adecuado manejo del pastoreo (67). La elección de las especies debería tener en cuenta no solo la complementariedad nutricional/toxicológica, sino también las interacciones competitivas entre las mismas, de manera tal de asegurar su coexistencia en pasturas polifíticas. Lo mismo podría decirse de situaciones en que los animales se alimentan a corral con un solo tipo de forraje conservado (Ej. silaje, heno)

o con raciones totalmente mezcladas. En el último caso, la posibilidad de elegir entre los ingredientes y seleccionar la dieta deseada a nivel individual es de esperar resulte en una mejor performance animal y en una menor incidencia de enfermedades (acidosis, diarrea) y estrés. También vale señalar que en situaciones de alimentación a corral, y estando ésta limitada a un solo alimento, diversificando el sabor sería posible incrementar el consumo y la performance animal.

En los sistemas ganaderos de cría lo más conveniente sería reponer con hembras de producción propia, criadas en el lugar de origen. De esta manera se logran vientres mejor adaptados al ambiente de producción, ya que tienen la posibilidad de ajustarse morfo-fisiológicamente para poder aprovechar mejor los alimentos disponibles y de aprender sobre los mismos por experiencia propia y a través de sus madres y conespecíficos (62). De ahí la importancia de destetar las hembras de reposición con posterioridad al periodo crítico de transición de monogástrico a rumiante, para posibilitar el desarrollo de ajustes morfo-fisiológicos a alimentos que consumirán durante su vida reproductiva y, además, el aprendizaje social sobre alimentos (el mejor modelo de aprendizaje para un animal chico es su propia madre). El mismo tipo de experiencia se puede utilizar para aumentar el consumo de alimentos que se ofrecerán más tarde en la vida del animal. Tal podría ser el caso de reservas forrajeras de mediana o baja calidad, suplementos energéticos y/o proteicos, raciones totalmente mezcladas, etc., que los animales consumirán durante la recría y/o terminación. La experiencia temprana en presencia de la madre también contribuye al aprendizaje de habilidades para pastorear o ramonear en forma eficiente (aspecto comúnmente ignorado en los sistemas ganaderos pastoriles), lo cual disminuye el tiempo diario dedicado a la cosecha de forraje, con el consecuente ahorro de energía.

En contextos de alimentación o estados de salud específicos, mediante el entrenamiento apropiado los animales aprenden el beneficio de incorporar a la dieta compuestos/alimentos complementarios. Animales parasitados pueden aprender la mejora en su estado de salud al incorporar a la dieta un suplemento o especie vegetal (Ej., Lotus) con taninos, y aumentan el consumo de los mismos. Similarmente, los animales pueden aprender el beneficio de consumir un suplemento o solución con taninos cuando la dieta basal es alta en proteína degradable en rumen (Ej. verdeo de invierno al inicio de la etapa vegetativa), una solución de bicarbonato de sodio cuando la dieta basal es alta en granos, una especie con taninos (Ej., Lotus) antes de comenzar a pastorear una especie que contiene alcaloides (Ej., festuca infectada por *Neothypodium coenophialum*), y un suplemento mineral cuando estos son deficitarios en la dieta basal.

Mediante entrenamiento apropiado los animales pueden incrementar la aceptación, preferencia o desarrollar aversión por los alimentos mediante aprendizaje. La técnica (condicionamiento) podría ser de utilidad para incrementar el nivel de consumo de

forrajes de baja calidad (Ej., heno, silajes, especies poco palatables) cuando los mismos representan la única alternativa alimentaria, y también la preferencia por los mismo cuando alimentos de mayor calidad no están totalmente accesibles para consumir a voluntad. Respecto de esto último, y pensando una situación real de pastoreo en comunidades integradas por especies de distinta calidad, el condicionamiento del consumo de las especies de menor calidad determinaría una mayor incorporación de las mismas a la dieta (en comparación con animales no condicionados) a medida que las especies de mayor calidad van estando menos accesibles. De esta forma se podría lograr una utilización más homogénea de pastizales o pasturas, previniendo alteraciones en las relaciones de competencia entre las especies de mayor y menor palatabilidad, que comúnmente causan el reemplazo de las primeras por las últimas. Por otra parte, si la(s) especie(s) de menor calidad son malezas, mediante el condicionamiento del consumo se podría lograr un cierto grado de control, en forma menos costosa y más amigable con el ambiente en comparación con métodos de control tradicionales (Ej., control químico). Por otro lado, la posibilidad de condicionar aversiones resultaría útil para disminuir o evitar el consumo de especies problemáticas (Ej., plantas tóxicas) o de especies que tienen asignado un uso distinto que la alimentación animal (Ej., frutales, forestales).

4. Conclusiones

El manejo productivo del ganado se ha apoyado mayormente en conocimientos de nutrición, reproducción, crecimiento/desarrollo y sanidad. Un aspecto al que se le ha prestado poca atención ha sido el comportamiento, lo que ha llevado a considerar a los animales simplemente como un factor más de producción. La selección y el consumo de alimentos está determinado en términos generales por la genética, pero la capacidad de aprendizaje posibilita el ajuste fino a las condiciones del ambiente de crianza y producción. Mediante aprendizaje por experiencia propia o a través de interacciones sociales los animales desarrollan habilidades para cosechar forrajes, frente a una oferta variada de alimentos seleccionan la dieta de manera tal de satisfacer requerimientos nutricionales individuales y evitar intoxicaciones y/o trastornos metabólicos, adquieren preferencias/aversiones dietarias, y se automedican. El aprendizaje puede presentar impactos significativos y permanentes en la productividad, la salud y el bienestar animal.

Agradecimientos

Los autores agradecen el apoyo financiero de la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (ANPCyT), del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) y de la Universidad nacional del Sur de la República Argentina.

5. Bibliografía

1. Atwood, S.B., Provenza, F.D., Wiedmeier, R.D. and Banner, R.E. 2001. Changes in preferences of gestating heifers fed untreated or ammoniated straw in different flavours. *J. Anim. Sci.* 79: 3027-3033.
2. Atwood, S.B., Provenza, F.D., Wiedmeier, R.D. and Banner, R.E. 2001. Influence of free-choice versus mixed-ration diets on food intake and performance of fattening calves. *J. Anim. Sci.* 79: 3034-3040.
3. Baraza, E., Villalba, J.J. and Provenza, F.D. 2005. Nutritional context influences preferences of lambs for foods with plant secondary metabolites. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 92: 293-305.
4. Barker, L.M., Best, M.R. and Domjan, M.P. 1977. *Learning Mechanisms in Food Selection*. Baylor University Press, Waco, TX.
5. Bandura, A. 1977. *Social Learning Theory*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ.
6. Beaulieu, M. and Schaefer, M.H. 2013. Rethinking the role of dietary antioxidants through the lens of self-medication. *Anim. Behav.* 86:17-24.
7. Berardi, N., Pizzorusso, T. and Maffei, L. 2000. Critical periods during sensory development. *Curr. Opin. Neurobiol.* 10: 138-145.
8. Burritt, E.B. and Provenza, F.D. 1992. Lambs form preferences for nonnutritive flavors paired with glucose. *J. Anim. Sci.* 70: 1133-1136.
9. Capaldi, E.D. 1996. *Why We Eat What We Eat: The Psychology of Eating*. American Psychological Association, Washington, DC.
10. Catanese, F., Distel, R.A. and Arzadun, M. 2009. Preferences for Italian ryegrass (*Lolium multiflorum* L.) and barley (*Hordeum vulgare* L.) herbage as choices. *Grass Forage Sci.* 64: 304-309.
11. Catanese, F., Distel, R.A., Rodríguez Iglesias, R. and Villalba, J.J. 2010. Role of early experience in the development of preference for low quality food in sheep. *Animal* 4: 784-791.
12. Catanese, F., Freidin, E., Cuello, M.I. and Distel, R.A. 2011. Devaluation of low-quality food during early experience by sheep. *Animal* 5: 938-942.
13. Catanese, F., Distel, R.A., Provenza, F.D. and Villalba, J.J. 2012. Early experience with diverse foods increases intake of non-familiar flavors and feeds in sheep. *J. Anim. Sci.* 90: 2763-2773.
14. Catanese, F., Obelar, M., Villalba, J.J. and Distel, R.A. 2013. The importance of diet choice on stress-related responses by lambs. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 148: 37-45.
15. Catanese, F., Distel, R.A. and Villalba, J.J. 2014. Effects of supplementing endophyte-infected tall fescue with sainfoin and polyethylene glycol on the physiology and ingestive behavior of lambs. *J. Anim. Sci.* 92: 744-757.
16. Catanese, F., Distel, R.A. and Villalba, J.J. 2014. Towards a better understanding of foraging behavior to boost the expression of conditioned preferences for low-quality foods. The American Dairy Science Association (ADSA), the American Society of Animal Science (ASAS), and the Canadian Society of Animal Science (CSAS) 2014 Joint Annual Meeting, Kansas City, Missouri (USA), 20 al 24 de Julio de 2014 (aceptado).
17. Chapman, G.A., Bork, E.W., Donkor, N.T. and Hudson, R.J. 2010. Effects of supplemental dietary tannins on the performance of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*). *J. Anim. Physiol. Anim. Nutr.* 94:65-73.

18. Distel, R.A. and Provenza, F.D. 1991. Experience early in life affects voluntary intake of blackbrush by goats. *J. Chem. Ecol.* 17:431-450.
19. Distel, R.A., Villalba, J.J. and Laborde, H.E. 1994. Effects of early experience on voluntary intake of low-quality roughage by sheep. *J. Anim. Sci.* 72:1191-1195.
20. Distel, R. A., Laca, E. A., Griggs, T. C. and Demment, M. W. 1995. Patch selection by cattle: maximization of intake rate in horizontally heterogeneous pastures. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 45: 11-21.
21. Distel, R.A., Villalba, J.J., Laborde, H.E. and Burgos, M.A. 1996. Persistence of the effects of early experience on consumption of low-quality roughage by sheep. *J. Anim. Sci.* 74: 965-968.
22. Distel, R. y J.J. Villalba. 2007. Diversidad vegetal, selección de dieta y producción animal. *Rev. Arg. Prod. Anim.* 27:55-63.
23. Distel, R.A., Rodríguez Iglesias, R.M., Arroquy, J.I. and Merino, J. 2007. A note on increased intake in lambs through diversity in food flavor. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 105: 232-237.
24. Dumont, B. and Petit, M. 1998. Spatial memory of sheep at pasture. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 60: 43-53.
25. Dumont, B., Dutronc, A. and Petit, M. 1998. How readily will sheep walk for a preferred forage? *J. Anim. Sci.* 76:965-971.
26. Du Toit, J.T., Provenza, F.D. and Nastis, A. 1999. Conditioned taste aversions: How sick must a ruminant get before it learns about toxicity in foods? *Appl. Anim. Behav. Sci.* 30: 35-46.
27. Dziba, L.E., Provenza, F.D., Villalba, J.J. and Atwood, S.B. 2007. Supplemental energy and protein increase use of sagebrush by sheep. *Small Rum. Res.* 69: 203-207.
28. Fraveau-Peigné, A., Baumont, R. and Ginane, C. 2013. Food sensory characteristics: Their unconsidered roles in the feeding behaviour of domestic ruminants. *Animal* 7: 806-813.
29. Fernández, H.T., Catanese, F., Puthod, G., Distel, R.A. and Villalba, J.J. 2012. Depression of rumen ammonia and blood urea by quebracho tannin-containing supplements fed after high-nitrogen diets with no evidence of self-regulation of tannin intake by sheep. *Small Rum. Res.* 105: 126-134.
30. Forbes, J.M. 1999. Minimal total discomfort as a concept for the control of food intake and selection. *Appetite* 33: 371.
31. Forbes, J.M. and Provenza, F.D. 2000. Integration of learning and metabolic signals into a theory of dietary choice and food intake, pp. 3-20. En: PB Cronjé (Ed.) *Ruminant Physiology, Digestion, Metabolism, Growth and Reproduction*. CABI Publishing, NY.
32. Freidin, E., Catanese, F., Didoné, N. and Distel, R.A. 2011. Mechanisms of intake induction of a low-nutritious food in sheep (*Ovis aries*). *Behav. Process.* 87: 246-252.
33. Freidin, E., Catanese, F., Cuello, M.I. and Distel, R.A. 2012. Induction of low-nutritious food consumption by subsequent nutrient supplementation in sheep (*Ovis aries*). *Animal* 6: 1307-1315.
34. Galef, B.G. Jr. and Laland, K.N. 2005. Social learning in animals: Empirical studies and theoretical models. *Bioscience* 55: 489-499.
35. Glasser, T.A., Ungar, E.D., Landau, S.Y., Perevolotsky A., Muklada, H. and Walker, J.W. 2009. Breed and maternal effects on the intake of tannin-rich browse by juvenile domestic goats (*Capra hircus*). *Appl. Anim. Behav. Sci.* 119: 71-77.
36. Heyes, C.M. and Galef, B.G. Jr. 1996. *Social Learning and Imitation: The Roots of Culture*. Academic Press, NY.
37. Hinch, G. N., Lecrivain, E., Lynch, J.J. and Elwin, R.L. 1987. Changes in maternal-young associations with increasing age of lambs. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 17: 305-318.
38. Knudsen, E. I. 2004. Sensitive periods in the development of the brain and behavior. *J. Cog. Neurosci.* 16:1412-1425.
39. Kronberg, S.L. and Liebig, M.A. 2011. Condensed tannin in drinking water reduces greenhouse gas precursor urea in sheep and cattle urine. *Range Ecol. Manage.* 64: 543-547.
40. Lisonbee, L.D., Villalba, J.J., Provenza, F.D. and Hall, J.O. 2009. Tannins and self-medication: Implications for sustainable parasite control in herbivores. *Behav. Process.* 82:184-189.
41. Lüscher, C., Nicoll, R. A., Malenka, R. C. and Muller, D. 2000. Synaptic plasticity and dynamic modulation of the postsynaptic membrane. *Nat. Neurosci.* 3: 545 – 550.
42. Lyman, T.D., Provenza, F.D., Villalba, J.J. and Wiedmeier, R.D. 2011. Cattle preferences differ when endophyte-infected tall fescue, birdsfoot trefoil, and alfalfa are grazed in different sequences. *J. Anim. Sci.* 89:1131-1137.
43. Manteca, X., Villalba, J.J., Atwood, S.B., Dziba, L. and Provenza, F.D. 2008. Is dietary choice important to animal welfare? *J. Vet. Behav.* 3:229-239.
44. Martin, P. 1984. The meaning of weaning. *Anim. Behav.* 32: 1257-1259.
45. Matthews, L. R. and Kilgour, R. 1979. Learning and associated factors in ruminant feeding behavior. En: Y. Ruckebusch y P. Thivend (Ed.). *Digestive Physiology and Metabolism in Ruminants*, pp. 123-144. MTP Press, Lancaster, UK.
46. Maughan, B., Provenza, F.D., Tansawat, R., Maughan, C., Martini, S., Ward, R., Clemensen, A., Song, X., Cornforth, D. and Villalba, J.J. 2014. Importance of grass-legume choices on cattle grazing behavior, performance, and meat characteristics. *J. Anim. Sci.* 92: 2309-2324.
47. Min, B.R., Pinchak, W.E., Anderson, R.C., Fulford, J.D. and Puchala, R. 2006. Effects of condensed tannins supplementation level on weight gain and in vitro and in vivo bloat precursors in steers grazing winter wheat. *J. Anim. Sci.* 84: 2546-2554.
48. Mirza, S. N. and Provenza, F.D. 1990. Preference of the mother affects selection and avoidance of foods by lambs differing in age. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 28: 255-263.
49. Mirza, S. N. and Provenza, F.D. 1992. Effects of age and conditions of exposure on maternally mediated food selection by lambs. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 33:35-42.
50. Mirza, S. N. and Provenza, F.D. 1994. Socially induced food avoidance in lambs: direct or indirect maternal influence? *J. Anim. Sci.* 72: 899-902.
51. O'Reagain, P. J. and Grau, E. A. 1995. Sequence of species selection by cattle and sheep on South African sourveld. *J. Range Manage.* 48: 314-321.
52. Phy, T.S. and Provenza, F.D. 1998. Sheep fed grain prefer foods and solutions that attenuate acidosis. *J. Anim. Sci.* 76: 954-960.
53. Priolo, A., Vasta, V., Fasone, V., Lanza, C.M., Scerra, M., Biondi, L., Bella, M. and Whittington, F.M. 2009. Meat odour and flavour and indoles concentration in ruminal fluid and adipose tissue of lambs fed green herbage or concentrates with or without tannins. *Animal* 3: 454-460.

54. Provenza, F.D. and Balph, D.F. 1987. Diet learning by domestic ruminants: Theory, evidence and practical implications. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 18: 211-232.
55. Provenza, F.D. and Balph, D.F. 1988. Development of dietary choice in livestock on rangelands and its implications for management. *J. Anim. Sci.* 66: 2356-2368.
56. Provenza, F.D. and Balph, D.F. 1990. Applicability of five diet-selection models to various foraging challenges ruminants encounter. En: R.N. Hughes (Ed.). *Behavioural Mechanisms of Food Selection*, pp. 423-459. Springer-Verlag, Berlin.
57. Provenza, F.D. 1995. Postingestive feedback as an elementary determinant of food preference and intake in ruminants. *J. Range Manage.* 48: 2-17.
58. Provenza, F.D. 1996. Acquired aversions as the basis for varied diets of ruminants foraging on rangelands. *J. Anim. Sci.* 74: 2010-2020.
59. Provenza, F.D., Burritt, E.A., Perevolotsky, A. and Silanikove, N. 2000. Self-regulation of intake of polyethylene glycol by sheep fed diets varying in tannin concentrations. *J. Anim. Sci.* 78: 1206-1212.
60. Provenza, F.D. and Villalba, J.J. 2006. Foraging in domestic vertebrates: Linking the internal and external milieu. In: V.L. Bels (Ed.). *Feeding in Domestic Vertebrates: From Structure to Function*, pp. 210-240. CABI Publ., Oxfordshire.
61. Provenza, F. D., Villalba, J.J., Haskell, J., MacAdam, J.W., Griggs, T.C. and Wiedmeier, R.D. 2007. The value to herbivores of plant physical and chemical diversity in time and space. *Crop Sci.* 47: 382-398.
62. Provenza, F.D. 2008. What does it mean to be locally adapted and who cares anyway? *J. Anim. Sci.* 86: E271-E284.
63. Ralphs, M.H. and Provenza, F.D. 1999. Conditioned food aversions: principles and practices, with special reference to social facilitation. *P. Nutr. Soc.* 58: 813-820.
64. Ralphs, M.H., Provenza, F.D., Wiedmeier, R.D. and Bunderson, F.B. 1995. Effects of energy source and food flavor on conditioned preferences in sheep. *J. Anim. Sci.* 73: 1651-1657.
65. Rolls, B.J. 1986. Sensory-specific satiety. *Nutr. Rev.* 44: 93-101.
66. Rutter, S.M. 2006. Diet preference for grass and legumes in free-ranging domestic sheep and cattle: Current theory and future application. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 97: 17-35.
67. Sanderson, M.A., Skinner, R.H., Barrer, D.J., Edwards, G.R., Tracy, B.F. and Wedin, D.A. 2004. Plant species diversity and management of temperate forage and grazing land ecosystems. *Crop Sci.* 44: 1132-1144.
68. Sclafani, A. 1991. Conditioned food preferences. *B. Psychonomic Soc.* 29: 256-260.
69. Shaw, R.A., Villalba, J.J. and Provenza, F.D. 2006. Influence of stock density and rate and temporal patterns of forage allocation on the diet mixing behavior of sheep grazing sagebrush steppe. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 100: 207-218.
70. Skinner, B.F. 1981. Selection by consequences. *Science* 213: 501-504.
71. Smith, D.V. and Travers, S.P. 2008. Central neural processing of taste information. En: A.I. Basbaum, A. Kaneko, G.M. Shepherd y G. Westheimer (Ed.). *The Senses: A Comprehensive Reference*, pp. 289-327. Academic Press, San Diego.
72. Squibb, R.C., Provenza, F.D. and Balph, D.F. 1990. Effect of age of exposure on consumption of a shrub by sheep. *J. Anim. Sci.* 68: 987-997.
73. Stephens, D. W. and Krebs, J. R. 1986. *Foraging Theory*. Princeton University Press, Princeton, USA.
74. Swithers, S.E. and Hall, W.G. 1994. Does oral experience terminate ingestion? *Appetite* 23: 113-138.
75. Villalba, J.J. and Provenza, F.D. 1996. Preference for flavored wheat straw by lambs conditioned with intraruminal administrations of sodium propionate. *J. Anim. Sci.* 74: 2362-2368.
76. Villalba, J.J. and Provenza, F.D. 1997. Preference for wheat straw by lambs conditioned with intraruminal infusions of starch. *Br. J. Nutr.* 77: 287-297.
77. Villalba, J.J. and Provenza, F.D. 1997. Preference for flavored foods by lambs conditioned with intraruminal administrations of nitrogen. *Br. J. Nutr.* 78: 545-561.
78. Villalba, J.J. and Provenza, F.D. 2001. Preference for polyethylene glycol by sheep fed quebracho tannin. *J. Anim. Sci.* 79: 2066-2074.
79. Villalba, J.J. and Provenza, F.D. 2002. Polyethylene glycol influences selection of foraging location by sheep consuming quebracho tannin. *J. Anim. Sci.* 80: 1846-1851.
80. Villalba, J.J., Provenza, F.D. and Hall, J.O. 2008. Learned appetites for calcium, phosphorus, and sodium in sheep. *J. Anim. Sci.* 86: 738-747.
81. Villalba, J.J., Provenza, F.D., Hall, J.O. and Lisonbee, L.D. 2010. Selection of tannins by sheep in response to gastrointestinal nematode infection. *J. Anim. Sci.* 88: 2189-2198.
82. Villalba, J.J., Provenza, F.D. and Manteca, X. 2010. Links between ruminants' food preference and their welfare. *Animal* 4: 1240-1247.
83. Villalba, J.J., Bach, A. and Ipharraguerre, I.R. 2011. Feeding behavior and performance of lambs are influenced by flavor diversity. *J. Anim. Sci.* 89: 2571-2581.
84. Villalba, J.J., Catanese, F., Provenza, F.D. and Distel, R.A. 2011. Relationships between early experience to dietary diversity, acceptance of novel flavors, and open field behavior in sheep. *Physiol. Behav.* 105: 181-187.
85. Villalba, J.J., Provenza, F.D., Catanese, F. and Distel, R.A. 2014. Understanding and manipulating choice in grazing animals. *Anim. Prod. Sci.* (en prensa).
86. Westoby, M. 1978. What are the biological bases of varied diets? *Am. Nat.* 112: 627-631.
87. Whitney, T.R. and Olson, B.E. 2007. Will molasses or conditioning increase consumption of spotted knapweed by sheep? *Range. Ecol. Manage.* 60: 533-537.
88. Wiedmeier, R.D., Provenza, F.D. and Burritt, E.A. 2002. Exposure to ammoniated wheat straw as suckling calves improves performance of mature beef cows wintered on ammoniated wheat straw. *J. Anim. Sci.* 80: 2340-2348.
89. Yearsley, J.M., Villalba, J.J., Gordon, I.J., Kyriazakis, I., Speakman, J.R., Tolamp, B.J., Illius, A.W. and Duncan, A.J. 2006. A theory of associating food types with their postingestive consequences. *Am. Nat.* 167: 705-716.
90. Zobel, G., Schwartzkopf-Genswein, K.S., Veira, D.M., Genswein, B.M.A., Zobel, A.M., Gibb, D.J. and von Keyserlingk, M.A.G. 2006. Beef feedlot cattle prefer more forage in their ration when given a choice. *Canadian Journal of Animal Science* 86: 596-597.